Das Ruscus-Phyllocladium.

Von

J. Bernátsky.

Mit 1 Figur im Text.

Es ist allgemein anerkannt und wird selbst in Lehrbüchern so aufgenommen, daß das Ruscus-Phyllocladium als Caulomgebilde, als Stengelorgan aufzufassen ist. Čelacokský hat die Frage zum Gegenstand eingehender Diskussion gemacht und in seiner diesbezüglichen Arbeit (Über die Kladodien der Asparageen, Rozpravy české Akademie etc. II; ausführliches Referat in Englers Bot. Jahrb. XVIII, 1894, Literaturb. p. 30—34 auch die einschlägige Literatur mitgeteilt.

Jedoch unbestritten steht diese Anschauung nicht da. So sei bloß Velenovsky erwähnt, der in einer jüngst erschienenen Arbeit (Zur Deutung der Phyllocladien der Asparageen in Beih. z. Bot. Centralbl. XV, 1903, S. 257—268), sowie in einer frühern in böhmischer Sprache erschienenen (bei Čelakovský zitierten) Arbeit das Ruscus-Phyllocladium nicht ohne weiteres als Caulomgebilde annimmt, sondern für die Blatttheorie eintritt. Velenovsky stützt sich dabei hauptsächlich auf morphologische und teratologische Daten.

Ferner ist es auffallend, daß u. a. selbst Čelakovský und auf ihn sich berufend auch Goebel (Organogr. d. Pflanzen, II, 1900, S. 633) annehmen, daß die anatomische Struktur des Ruscus-Phyllocladiums die Caulomnatur desselben nicht erkennen lasse. Sie meinen, daß das Ruscus-Phyllocladium anatomisch ein Blatt darstelle und deswegen der anatomische Bau gelegentlich morphologischer Deutung des fraglichen Organs unberücksicht bleiben soll. Ersterer scheint aber, wenn ich das zitierte Referat richtig deute, keine anatomischen Untersuchungen vorgenommen zu haben, sondern verweist bloß auf diesbezügliche Arbeiten von Van Tieghem und Duval-Jouve. Es liegen aber auch andere anatomische Arbeiten vor, deren Angaben und Ergebnisse mit diesen sich nicht decken.

Nach einigen wenigen Angaben sind bei *Semele* und *Danaë*, den zwei *Ruscus* nächst verwandten monotypischen Gattungen, grundständige Laubblätter als Ausnahmserscheinungen gefunden worden (s. Penzig, Pflanzen-Teratologie, II, 1894, S. 398; Goebel l. c. S. 633—634). Da im allge-

meinen den Asparageen grundständige Laubblätter abgesprochen werden, ja nach Auffassung der Mehrheit ihnen überhaupt keine Laubblätter zukommen, so wäre es von Interesse festzusetzen, ob bei *Ruscus* welche vorkommen. Es sei bemerkt, daß z. B. *Polygonatum*, welche Gattung im fertilen Zustand bloß nur Stengelblätter trägt, in einem gewissen Stadium der ontogenetischen Entwicklung gerade ein grundständiges Laubblatt, ohne oberirdischen Stengel, erzeugt. Dieses regelmäßige ontogenetische Verhalten zeigen auch andere verwandte Liliaceen. Es liegt der Gedanke nahe, ob nicht vielleicht auch bei den Asparageen, sagen wir bei *Ruscus*, in der Jugend grundständige Laubblätter vorkommen, die späterhin verschwinden und somit unsrer Aufmerksamkeit bisher entgangen sein könnten.

Schließlich ist das Ruscus-Phyllocladium auch vom phylogenetischen Standpunkte behandelt worden. Reinke kommt in seiner Abhandlung über das Phyllocladium der Asparageen zu dem Schluß, daß auf die Frage »warum und wodurch« bei den Asparageen die Laubblätter verkümmerten und Cladodien an ihre Stelle treten, keine Antwort gegeben werden könne und daß ein »zwingender Beweis« für die Abstammung der Asparageen aus beblätterten Liliaceen nicht zu erbringen sei (Reinke, Die Assimilationsorgane der Asparageen, Pringsheims Jahrb. XXXI, 1898, S. 207—272). Čelakovský ist dagegen (l. c.) von der Abstammung der Asparageen aus beblätterten Monocotylen sehr wohl überzeugt.

In bezug auf *Ruscus* im engeren Sinne (d. i. mit Ausschluß von *Semele* und *Danaë*, die ich genügend eingehend zu untersuchen nicht Gelegenheit hatte) möchte ich nun im folgenden etwas beitragen zum Beweis dessen, daß das Ruscus-Phyllocladium morphologisch ein reines Caulomgebilde vorstellt, daß die anatomische Struktur desselben ebenfalls einzig und allein nur ein Stengelorgan erkennen läßt, allerdings abgesehen von auffallenden physiologisch-anatomischen Merkmalen, die leicht irre führen, daß ferner *Ruscus* im ganzen Laufe seiner ontogenetischen Entwicklung niemals ein grundständiges oder irgendwelches Laubblatt hervorbringt und endlich, daß das Verschwinden der Laubblätter und Auftreten des Phyllocladiums als eine Folge der phylogenetischen Entwicklung gedacht, sehr gut mit andern systematisch-phylogenetischen Erscheinungen in Einklang gebracht werden kann.

1. Die auf den Gegenstand bezughabenden Daten morphologischen Inhalts möchte ich nicht hier von neuem zusammentragen, denn das hat schon Čelakovský besorgt. Es sei bloß so viel hervorgehoben, was für uns von besonderer Wichtigkeit ist, um in der Folge jüngere ontogenetische Sproßsysteme an *Ruscus* beurteilen zu können. Es fragt sich besonders um solche Beweise, die auch dann erbracht werden können, wenn keine Blüte da ist, deren Stellung auf dem Phyllocladium den bekanntesten Beweis für die Caulomnatur des fertilen Phyllocladiums bedeutet. Es ist dies übrigens kein ganz unumstößlicher Beweis, indem einige meinen, daß das

fertile Phyllocladium aus einem Stengelorgan und einem mit demselben verwachsenen Blatte bestehe.

a. Es wird wohl nicht schwer halten, anzuerkennen, daß jeder vegetative Sproß, ein jeder vegetative Zweig nicht mit Blatt, sondern mit Stammgebilde abschließt, wenn es auch oft vorkommt, daß das terminale, letzte Stengelglied am ausgewachsenen Stengel schwer zu eruieren ist; es kann selbst durch Abnützung infolge äußerer mechanischer Einwirkungen verloren gehen. Bei *Polygonatum* kommt anscheinend ein terminales Laubblatt vor. Aber es bemerkt schon Irmisch (Beitr. z. vergl. Morphologie der Pflanzen, VI, in Ahhandl. d. Nat. Ges. zu Halle, III. B.), der die Pflanze in ihrer Entwicklung verfolgte, daß oberhalb des letzten, den Stengel scheinbar abschließenden Laubblattes, in dessen Achsel ein kleiner Kegelstumpf zu finden ist, der die direkte Fortsetzung des Stengels bildet und diesen abschließt. Ebenso gilt auch im allgemeinen, daß an der Stelle, wo von einem als Hauptast zu bezeichnenden Caulomteil ein Nebenast sich abzweigt, d. i. an dessen Ursprungsstelle, ein Stützblatt auftritt, wogegen dem Hauptaste an der betreffenden Stelle kein Stützblatt zukommt. Bei *Ruscus* finden wir nun — der Einfachheit halber nehmen wir erst *R. hypoglossum* — unter jedem Phyllocladium an dessen Ursprungsstelle richtig ein Stützblatt vor, bloß unter dem höchsten, dem endständigen nicht. Suchen wir ferner nach dem Endteil, womit der Stengel an seiner Spitze abschließt, so müßten wir in dem Falle, wenn das oberste Phyllocladium ein Blatt wäre, über demselben, in dessen Achsel, wenn auch eventuell eine noch so kleine, aber immerhin vorhandene und bemerkbare Stengelspitze finden. Dies trifft aber weder an alten noch an jungen Stengeln zu, vielmehr sieht man klar, daß der kantige Stengel direkt in das oberste Phyllocladium übergeht und mit demselben abschließt. Darauf beruft sich richtigerweise auch Čelakovský. Das letzte Stengelglied ist somit bei *Ruscus* nicht ein winziges Kegelstümpfchen wie bei *Polygonatum*, sondern ein Phyllocladium. Damit deckt sich auch die Tatsache, daß unter dem terminalen Phyllocladium kein Stützblatt vorhanden ist und auch im Laufe der ontogenetischen Entwicklung niemals angelegt wird, wie ich dies konstatieren konnte. *Ruscus aculeatus* hat einen verzweigten Stengel (im erstarkten Zustande; im ersten Jahre nach der Keimung noch nicht). Hier schließt ein jeder Zweig, ebenso wie der Hauptstamm, mit einem Phyllocadium ab, das auch richtig niemals ein Stützblatt hat. Der betreffende Zweig hat sein Stützblatt dort, wo er sich vom Hauptstamm abzweigt, nicht aber unterhalb seines letzten Gliedes d. i. des Endphyllocladiums. Hin und wieder finden wir an der Stengelspitze zwei, meist ungleich große Phyllocladien nebeneinander, die beide eines Stützblattes entbehren. Dies hat seine Ursache darin, daß dieselben ursprünglich ein einziges, bis an den Grund gespaltenes Phyllocladium darstellen, ebenso wie z. B. an der Ursprungsstelle des Stengels von *Paris quadrifolia* scheinbar zwei Vorblätter stehen, die aber eigentlich ein einziges, gespaltenes »zweikieliges«

Blatt vorstellen. (S. Schumann, Sproß- und Blütenentwicklung bei Paris und Trillium in Ber. d. D. Bot. Ges. XI, 1893, S. 153—175.) Übergänge von kaum merklich eingeschnittenen bis tiefgespaltenen Endphyllocladien habe ich an *Ruscus aculeatus* häufig gefunden, besonders an jungen Pflanzen.

So wie also im allgemeinen der Sproß mit einem Sproßgliede und nicht mit einem Blatt abschließt, müssen wir für *Ruscus* speziell den Satz aufstellen, daß hier ein jeder oberirdische vegetative Sproß, gleichviel ob Haupt- oder Nebenachse, mit einem Phyllocladium abschließt. Wie wir sehen werden, besitzt dieser Satz seine Gültigkeit auch dann, wenn die Verzweigung eine noch so spärliche und selbst auf Null reduziert wird.

b. Auf das Zustandekommen des Phyllocladiums lassen Phyllocladien schließen, die mehr als eine Spreite besitzen, bei denen anscheinend mehrere Spreiten sternförmig zusammengewachsen sind, wie ich solche namentlich an jungen Pflänzchen von *Ruscus aculeatus* gefunden habe. Man konnte dieselben aber auch als solche Stengelglieder betrachten, deren einzelne Kanten infolge hypertrophischen Wachstums sich übermäßig ausdehnten. Wenn man sich vorstellt, daß an einem Stengelgliede zwei einander gegenüberstehende Kanten übermäßig auswachsen, eine erhöhte Ausdehnung in die Breite erlangen, so kommt ein Phyllocladium zu stande. Die gegebene Deutung ist doch einfacher, als wenn wir das Phyllocladium als Blatt oder auch als ein mit Blattspreiten verwachsenes Stengelglied betrachten und im obigen Falle an eine sternförmige Verwachsung mehrerer Blätter denken. Falkenberg hat (Vgl. Untersuchungen üb. d. Vegetationsorgane d. Monocotyledonen, 1876) im Stamm von *Ruscus*, und zwar in den vorspringenden Stengelkanten, stammeigene Fibrovasalstränge mit selbständigem, der Stengelachse parallelem Verlauf gefunden, die an beiden Enden an peripherische Stränge des Zentralzylinders sich ansetzen. (S. auch Justs Bot. Jahrb. 1876.) Wenn wir von diesem Umstand Kenntnis haben, werden wir es auch für leicht möglich halten, daß im Falle einer übermäßigen radialen Ausdehnung einer Stengelkante auch Gefäßbündel eintreten.

c. In einem gewissen jugendlichen Stadium des Sprosses finden wir Stützblatt und Phyllocladium gleich groß und von ähnlicher Form, etwa 6—10 mm lang (bei *Ruscus hypoglossum*). Beide sind einander so ähnlich, daß es schwer fällt, das eine als Caulomgebilde von dem andern als Blatt zu unterscheiden. In der Gestalt ist ein geringfügiger Unterschied vorhanden, der aber weder für noch gegen spricht. Ebensowenig kann man sich darauf stützen, daß das eine (Phyllocladium) dick, fleischig, das andere (Stützblatt) dünn, häutig ist. Mehr sagt schon der Umstand, daß ersteres noch meristematisch erscheint, dagegen das andere lauter hochgradig differenzierte Gewebe aufweist. Auch die gegenseitige Stellung ist wertvoll, indem letzteres an der Ursprungsstelle des erstern steht. Der wichtigste Unterschied aber zeigt sich im Verlauf der Gefäßbündel, die als

Nerven auch makroskopisch wahrnehmbar sind. In das Stützblatt treten aus dem Stengel drei voneinander unabhängige, unverzweigte »Nerven« ein, die mehr oder minder kurz vor der Blattspitze enden. Ein derartiger Nervenverlauf ist für ein Stengelorgan undenkbar, dagegen für schwächere Blattgebilde, besonders für monokotyle, geradezu typisch. In das Phyllocladium tritt dagegen ein einziger »Nerv« ein, der sich innerhalb des Organs in Teile spaltet und bei der Spitze desselben wieder zusammenschließt. Wie wir im folgenden sehen werden, bedeutet dieser »Nerv« einen Zentralzylinder, das anatomische Kriterium des Stengelorgans.

d. In einer nicht allzu jungen, vegetativen, birnförmigen, etwa 3—4 cm hohen vegetativen Knospe von *Ruscus aculeatus* finden wir zuerst zwei nacheinander folgende, starke, die ganze Knospe einhüllende, vielnervige Nebenblätter, die kreisförmige Narben hinterlassen. Nach ihnen folgen nacheinander noch drei Niederblätter, die den erstern ähnlich sind, aber in ihren Achseln Knospen tragen, und zwar fortschreitend stärkere. Bis hierher ist die Hauptachse stark angeschwollen und stellt einen nahezu kugelförmigen Rhizomtrieb vor. Das folgende Internodium, oberhalb des fünften Niederblattes, ist dagegen gestreckt und walzenförmig: es wird zum ersten Internodium des oberirdischen Stengels. Am ersten Knoten desselben finden wir in einem gegebenen Falle drei in einem Wirtel stehende, etwa 4—5 mm lange Stützblätter, deren Gewebe ebenso wie das der erstgenannten fünf Niederblätter schon hochgradig differenziert erscheint; sie sind meist fünfnervig. Ein jedes derselben trägt in seiner Achsel eine gut wahrnehmbare Seitenknospe. Auf den Wirtel folgten im beobachteten Falle noch weitere, spiralig angeordnete, fünf- oder dreinervige Stützblätter mit je einer Seitenknospe. Die Seitenknospen des Stengels sind untereinander nicht gleich, indem die mehr nach unten zu stehen kommenden, und zwar die sämtlichen dem Wirtel angehörenden, sowie noch einige andere, etwas größer und gegliedert, die übrigen aber kleiner und ungegliedert sind. Die größern bestehen durchwegs wieder nur aus Stützblättern und in deren Achseln befindlichen ungegliederten Knospen, sowie aus einem diesen letztern völlig gleichen Endglied. Die ungegliederten, aus einem Achsenteil bestehenden Knöspchen sind zu der Zeit noch ganz zart, wo sämtliche Blattgebilde schon hochgradig differenzierte Gewebe aufweisen. Letztere sind auch schon bald am Endpunkt ihres Wachstums angelangt, wogegen die gegenwärtig von ihnen an Länge weit übertroffenen Knöspchen nachträglich eine viel bedeutendere Größe erreichen, ohne aber irgendwelche Gliederung einzugehen: sie wachsen zu Phyllocladien aus. Zur nähern Orientierung über die gegenseitige Stellung der erwähnten Organe diene die beigefügte Figur; man sieht, daß die Stellung derselben den Stellungsgesetzen des monokotylen, einfach gebauten Sproßsystems vollkommen entspricht. Ich glaube nach alldem, daß an der reinen Caulomnatur des Ruscus-Phyllocladiums nicht mehr gezweifelt werden kann.

e. Wenn wir fragen, was für eine Stelle das Ruscus-Phyllocladium im Sproßsystem einnimmt, so führt uns darauf am leichtesten der Fall, wo in einem Wirtel mehrere Seitenzweige, und zwar regelrechte Äste und Phyllocladien oberhalb je eines Stützblattes zu stehen kommen, wie es bei *Ruscus aculeatus* an jüngern Pflanzen, besonders an solchen des zweiten und dritten Jahres (nie aber an solchen des ersten Jahres) häufig vorkommt. Die reichverzweigten Stämme älterer Pflanzen weisen oft mehrere Wirtel von Seitenzweigen, auch viergliedrige, auf. Die Stämme junger Pflanzen



Fig. 1. Diagramm des vegetativen Sproßsystems von *Ruscus aculeatus* bis zur Höhe der ersten Phyllocladien. — Bei 1, 2, 3, 4, 5 das 1., 2., 3., 4. und 5. Niederblatt des Rhizomteils; bei *k* Seitenknospen des 3., 4. und 5. Niederblattes; bei 1′ das 1. Niederblatt der Seitenknospe, die zur direkten, sympodialen Fortsetzung des Rhizoms berufen ist, es ist noch deren 2. und 3. Niederblatt sowie des letzteren Seitenknöspchen eingezeichnet. Bei *a*, *a*, *a* die drei im Wirtel stehenden Stützblätter des ersten Stengelknotens; bei *S* Fortsetzung des Stengels. Bei β, β, β . . . die ersten im Wirtel stehenden Stützblätter der Seitenzweige; in den Achseln der Stützblätter β, β, β . . . stehen ungegliederte Knöspchen, die zu Phyllocladien auswachsen; in der Mitte die Fortsetzung der Seitenzweige, die noch einige, hier nicht eingezeichnete Stützblätter und in deren Achseln Phyllocladien besitzen.

sind weniger reich verzweigt, aber deswegen sind auch hier Wirtel vorhanden, nur mit dem Unterschied, daß an Stelle von regelrechten Ästen mitunter Phyllocladien zu stehen kommen, so daß z. B. in einem viergliederigen Wirtel drei oder weniger Äste und ein oder mehr Phyllocladien, selbst auch ein Ast und drei Phyllocladien vorkommen. Der Unterschied

zwischen einem gegliederten Zweig und einem sterilen Phyllocladium besteht somit ursprünglich darin, daß die Vegetationsspitze in letzterem Falle ihr Wachstum einstellt, ohne mehr als ein Sproßglied hervorgebracht zu haben. Das Phyllocladium entspricht also im Sproßsystem einem Seitensproß mit einem einzigen Stengelglied, mit Ausnahme der endständigen, die das letzte Stengelglied des betreffenden Sprosses vorstellen. Dies gilt für das sterile Phyllocladium. Das fertile trägt noch dazu eine Infloreszenz.

2. Über die Anatomie des Ruscus-Phyllocladiums liegen außer der mehrere monocotyle Familien umfassenden Arbeit R. Schulzes (Beitr. vergl. Anatomie der Liliaceen usw. in Englers Bot. Jahrb. XVII, 1893, S. 294—394) mannigfache Detailangaben vor. Schacht, der die Morphologie desselben treffend behandelt, hat sich, wenn ich nicht irre, als erster mit der Anatomie des Ruscus-Phyllocladiums befaßt (Beitr. z. Entwicklungsg. flächenart. Stammorgane in Flora XXXVI, 1853, S. 456—472). Er betrachtet das »Phyllodium von *Ruscus*« als einen flächenartigen, geflügelten Stamm, dessen Vegetationspunkt früh abstirbt (l. c. S. 460). Falkenberg (Vergl. Untersuchungen üb. d. Vegetationsorgane d. Monocotyledonen, 1876) hält das Ruscus-Phyllocladium auch für ein Stammgebilde. Dagegen meinen erst Duval-Jouve (Étude histotaxique des cladodes des *Ruscus aculeatus* L. in Bull. soc. bot. France XXIV, 1877, S. 143—148) und dann Van Tieghem (Sur les feuilles assimilatrices et l'inflorescence de Danaë, Ruscus et Semele in Bull. soc. bot. France XXXI, 1884, S. 81—90), daß das Ruscus-Phyllocladium anatomisch entweder (im sterilen Zustand) ein Blatt, oder (im fertilen Zustand) ein mit Blattspreiten verwachsenes Stengelorgan vorstelle. Soweit ich es aus ihren Arbeiten entnehme, scheinen beide weder von Schachts noch Falkenbergs diesbezüglichen Angaben Notiz genommen zu haben. Mer (l. c. XXIV, 1877, S. 148) bestärkt die Ansicht Duval-Jouves; Cauvet (l. c. XXIV, 1877, S. 161—163) bemerkt, daß gelegentlich morphologischer Beurteilung des Phyllocladiums dessen anatomischer Bau außer acht gelassen werden soll. Čelakovský (l. c. 1894) beruft sich bloß auf Duval-Jouve und Van Tieghem (im deutschen Referat) und stimmt im wesentlichen mit Cauvet überein[1]. Reinke, dem wir die klarste anatomische Behandlung des Ruscus-Phyllocladiums verdanken (l. c.), spricht es als Caulomgebilde an.

Da die verschiedenen Autoren nicht übereinstimmen, so dürfte es sich lohnen, das Ruscus-Phyllocladium neuerdings einer eingehenden anatomischen Untersuchung zu unterziehen, um zu einem endgültigen Resultat zu gelangen. Ich glaube übrigens, daß die anatomische Struktur nicht das Entgegengesetzte dessen beweisen kann, was morphologisch klargelegt ist; die anatomischen Ergebnisse müssen sich mit den morphologischen decken. Wenn

---

1) »Die Flachzweige haben die anatomische Struktur von Blättern angenommen.« »Das anatomische Kriterium .... unzuverlässig« (l. c. p. 34).

das auf diesem Wege gewonnene Resultat mit dem andern nicht übereinstimmt, so wird sich in unsere Untersuchung — entweder da oder dort — ein Fehler eingeschlichen haben. Von diesem Standpunkt ausgehend, habe ich das Ruscus-Phyllocladium anatomisch untersucht, ohne Rücksicht auf die auf morphologischem Wege gewonnenen Resultate, rein um zu konstatieren, was es anatomisch darstellt; die diesbezüglichen Ergebnisse wurden in einer der ungarischen Akademie der Wissensch. vorgelegten Arbeit zusammengefaßt (»A Ruscus-phyllocladium morphologiai értelmezése anatomiai alapon«, erschienen in »Math. és Természettud. Értesitö« XXI, 1903, S. 177 bis 189). Es stellte sich folgendes heraus:

a. Wenn wir zunächst die Epidermis des Ruscus-Phyllocladiums untersuchen, so dürfte es auffallen, daß die obere mit der untern Epidermis gleich ist, namentlich Spaltöffnungen sind oben wie unten gleichmäßig verteilt (s. auch tab. V. Fig. 7 bei Schacht l. c.). Dagegen finden wir an den Laubblättern der meisten verwandten Asparagoideen, ihrem bilateralen Bau entsprechend, nur an der unteren Epidermis Spaltöffnungen. (Zur vergleichenden Untersuchung wurden herangezogen: *Asparagus officinalis*, *A. verticillatus*, *A. acutifolius*, *Convallaria majalis*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum officinale*, *P. multiflorum*, *P. latifolium*, *P. verticillatum*, *Streptopus amplexifolius*, *Majanthemum bifolium*). Jedoch gibt es auch Ausnahmen, und zwar ist die untere Epidermis der obern gleich bei *Convallaria majalis*. Somit spricht die Epidermis weder für noch gegen. Erwähnt muß noch werden, daß bei *Ruscus* auch an den Kanten und am Rande des Phyllocladiums Spaltöffnungen vorkommen, was für Blätter eine unbekannte Erscheinung ist.

b. In bezug auf das Mesophyll, besser gesagt auf das dem Mesophyll der Laubblätter physiologisch entsprechende Gewebe können wir sofort konstatieren, daß es mit dem Mesophyll der Laubblätter der verwandten Asparagoideen, besonders aber mit dem von *Convallaria* in hohem Maße übereinstimmt. Im Phyllocladium von *Ruscus hypoglossum* finden wir oben etwa drei, unten bei zwei bis drei, im Phyllocladium von *R. aculeatus* auf beiden Seiten etwas mehr Chlorenchymzellschichten, zwischen ihnen, die Mitte der Phyllocladiumspreite einnehmend, ein bis zwei Zellschichten Wassergewebe. (Man siehe darüber auch bei Reinke l. c. nach.) Das Wassergewebe besteht aus großen, lichten Zellen, das Chlorenchym gleicht dem der Laubblätter der verwandten Asparagoideen, indem es niemals streng palissadig wird, sondern dessen Zellen bleiben mehr oder weniger isodiametrisch. Ein Unterschied zwischen diesem Gewebe des Ruscus-Phyllocladiums und dem Mesophyll von *Convallaria majalis* ist gerade nur insofern wahrzunehmen, daß im letztern die Grenze zwischen Chlorenchym und Wassergewebe weniger scharf ausgeprägt und dieses letztere weniger prägnant ausgebildet ist. Man hätte somit Ursache, dem Ruscus-Phyllocladium den anatomischen Bau eines Laubblattes zuzusprechen.

c. Entnehmen wir der untern Hälfte des Ruscus-Phyllocladiums einen Querschnitt (es ist immer vom sterilen Phyllocladium die Rede), so finden wir mehrere Gefäßbündel, die im großen und ganzen — aber nur im großen und ganzen, nicht aber genau — der Gestalt des Phyllocladiums entsprechend in einer Reihe stehen. Genauer betrachtet zeigen sich die Gefäßbündel zum größten Teil in Gruppen vereint. Die einzelnen Gruppen, die aus mehr oder weniger, selbst auch bloß aus zwei Gefäßbündeln bestehen können, sind je von einem Stereomring (im Querschnitt gedacht) umgeben. Innerhalb einer jeden Gefäßbündelgruppe findet sich auch etwas »Grundgewebe«, das von dem übrigen, mesophyllähnlichen Grundgewebe zum mindesten durch den jeweiligen Stereomring scharf getrennt ist. In den Gefäßbündeln ist das Leptom immer gegen die Außenseite des Phyllocladiums gewendet und wird vom V- oder halbmondförmigen Hadrom an seiner Innenseite umgeben, so daß die Gefäßbündelgruppen immer einen radialen Bau aufweisen. Dort, wo in einer Gruppe bloß zwei Gefäßbündel enthalten sind, kommen sie sich einander gegenüber zu stehen, aber meist unter einem kleinern Winkel als 180°; dabei ist ihr Hadrom gegen die Mitte, das Leptom gegen die Außenseite des Stereomringes und des Phyllocladiums zu gewendet. — Selbst die ganz einzeln stehenden Gefäßbündel zeigen womöglich eine radiale Anordnung der Leptoms und Hadroms, indem ersteres gegen die zunächst gelegene Partie der Epidermis, letzteres gegen den Mittelpunkt des Phyllocladiumschnittes zu gerichtet ist. Wenn ein Gefäßbündel nahe zum Phyllocladiumrand fällt, so ist dementsprechend dessen Leptom genau gegen den Phyllocladiumrand zu gerichtet. Von einer streng bilateralen Anordnung der Gefäßbündel und ihrer Elemente ist keine Spur. Es geht aus alldem klar hervor, daß die Gefäßbündel samt dem Stereom keinenfalls der anatomischen Struktur eines Blattes entsprechen, sondern indem sie in mehrere Zentralzylinder gruppiert sind, ein verflachtes Stammgebilde erkennen lassen. Es ist wohl nicht nötig, hier über das anatomische Kriterium eines Stamm- und eines Blattgebildes zu disputieren. Erwähnt mag aber werden, daß selbst im Laubblatt von *Convallaria majalis* die Gefäßbündel streng bilateral gebaut sind, wodurch es sich vom Ruscus-Phyllocladium sofort unterscheiden läßt. Das »Mesophyll« im Ruscus-Phyllocladium entspricht dem Rindengewebe des Stengels, das im verflachten Organ aus physiologischen Gründen dem echten Mesophyll der Laubblätter ähnlich wurde.

Um uns über das Zustandekommen der in Mehrzahl vorhandenen Zentralzylinderchen zu orientieren, hat man nur einige Querschnitte weiter unten und nahe zum Grund des Phyllocladiums, sowie nahe zur Spitze desselben zu untersuchen. Es zeigt sich, daß aus dem Stengel in das Phyllocladium ein einziger Zentralzylinder eintritt, in welchem sämtliche Gefäßbündel eingeschlossen sind. Ebenso ist auch nahe zur Spitze bloß ein einziger, und zwar schwach differenzierter

Zentralzylinder vorhanden. Sukzedane Querschnitte zeigen, daß durch Abplattung und allmählich tiefer dringende Einschnürung (Einschnürung im Querschnitt gedacht) oder Spaltung, sowie endliche Lostrennung der ursprünglich in Einzahl vorhandene Zentralzylinder in mehrere geteilt wird, ohne aber auch an beiden Enden eine Teilung einzugehen, sowie es beim Zustandekommen der in den Stengelkanten vorhandenen stammeigenen Gefäßbündel geschieht. Im fertilen Phyllocladium ist auch oberhalb der Inflorescenz ein allerdings schwacher Zentralzylinder festzustellen.

Zur anatomischen Untersuchung wurde hauptsächlich *Ruscus hypoglossum* herangezogen. Ein Unterschied zwischen dieser Art und zwischen *R. hypophyllum* und *R. aculeatus* ist insofern zu konstatieren, daß *R. hypophyllum* im allgemeinen zarter, *R. aculeatus* bedeutend derber gebaut ist. Im Zentralzylinder von *R. aculeatus* kann ein parenchymatisches Markgewebe gar nicht konstatiert werden, weil in demselben sämtliches nicht zum Mestom der Gefäßbündel gehörendes Gewebe als Stereom ausgebildet ist und im Querschnitt zeigen sich die Gefäßbündel in starke Platten von Stereom eingebettet.

3. Wie oben bemerkt, müßten stengelständige Laubblätter an *Ruscus* am ehesten in den ersten Jahren der ontogenetischen Entwicklung gesucht werden. Bei den verwandten *Parideae* und *Polygonateae* werden nämlich zur Zeit des oberirdischen Stengels in der Regel bloß stengelständige, nicht aber grundständige Laubblätter erzeugt, dafür aber vor Auftreten des oberirdischen Stengels, d. i. in den ersten Jahren der ontogenetischen Entwicklung, bloß grundständige, langgestielte Laubblätter erscheinen. Zu diesem Zweck untersuchte ich eine größere Anzahl von Exemplaren des verschiedensten Alters, wie sie in der freien Natur vorkommen. In Süd-Ungarn, bei Versecz, hatte ich im Juni 1902 und im August 1903 Gelegenheit, auch ganz junge Exemplare von *Ruscus aculeatus* und *R. hypoglossum*, darunter auch Keimlinge, zu sammeln. Es zeigte sich, daß bei *Ruscus* niemals Laubblätter angelegt, wohl aber hin und wieder in den ersten Jahren grundständigen Laubblättern auf den ersten Blick täuschend ähnliche oberirdische Organe gebildet werden, die sich bei näherer Untersuchung als reine Caulomgebilde heraustellen, und auch diese kommen nur bei *R. hypoglossum*, nicht aber auch bei *R. aculeatus* vor[1]).

Aus der Keimachse entwickelt sich bei *Ruscus* ein walzenförmiges Caulomgebilde, das meist zwei zweizeilig alternierende Niederblätter erzeugt und, mit dem nächstfolgenden Glied sich nach aufwärts wendend, über die Erde tritt und hier zu einem oberirdischen Stengel sich fortsetzt. Bei

1) Man findet in manchen Werken die Angabe, daß *Ruscus hypoglossum* und *R. hypophyllum* gemeinschaftlich vorkommen. Dies ist aber unrichtig. Erstere dringt viel weiter nördlich vor als diese. In Ungarn z. B. kommt *R. hypophyllum* nicht vor; ich kenne die Pflanze nur aus Gewächshäusern. Sie dürfte in ontogenetischer Beziehung mit *R. hypoglossum* viel Gemeinsames haben.

R. hypoglossum wird manchmal auch nur ein Niederblatt erzeugt. In den Achseln der Niederblätter werden Seitenknospen entwickelt, mit denen sich das junge Rhizom sympodial fortsetzt. Namentlich die zweite Seitenknospe wächst regelmäßig aus, wogegen die erste auch verkümmern kann. Das erste Niederblatt des durch die Seitenknospen eingeleiteten Sprosses befindet sich zu den bisherigen in $^1/_4$-Stellung. Der oberirdische Stengel verhält sich schon vom ersten Jahre an bei den zwei Arten nicht gleich, indem bei *R. aculeatus* eine Anzahl Stützblätter (sehr oft acht oder elf) und in ihren Achseln eingliederige Seitensprosse, nämlich Phyllocladien erzeugt werden, sowie auch das letzte Glied desselben zu einem Phyllocladium wird; wogegen der oberirdische Stengel von *R. hypoglossum* im ersten und auch in den nächstfolgenden Jahren meist eine einzige Verzweigung eingeht, wobei der Seitenzweig wieder eingliederig bleibt und so wie das terminale Endglied zu einem Phyllocladium wird. An der Ursprungsstelle des axillär entstandenen Phyllocladiums finden wir natürlich ein Stützblatt. So trifft also die Regel, daß das terminale Endglied des Stengels von *Ruscus* immer zu einem Phyllocladium, niemals aber zu einem verkümmerten Kegelstumpf wie bei *Polygonatum* wird, auch für den direkt aus der Keimachse hervorgegangenen Stengel zu; ebenso trifft es auch zu, daß die Zahl der Stützblätter gegenüber der Zahl der Phyllocladien immer $n-1$ beträgt.

Hin und wieder kommt es vor, daß der oberirdische Stengel von *Ruscus hypoglossum* keine Verzweigung eingeht, sondern nur aus einem einzigen, verhältnismäßig mächtig entwickelten Glied besteht, das in seinem untern Teil stielförmig bleibt, nach oben zu allmählich sich verflacht und allmählich, ohne scharfe Grenze, in ein Phyllocladium übergeht. Natürlich ist dann am ganzen oberirdischen Stengel kein Stützblatt und überhaupt keine Spur von einem Blatt zu entdecken, sondern es finden sich bloß am Fußteil des betreffenden Sprosses Niederblätter; dieser Fußteil gehört zum Rhizom, aus den Niederblättern desselben entspringen Knospen, mit denen sich das Rhizom sympodial fortsetzt. Oft finden wir die jüngere Seitenknospe schon stark entwickelt, sie erzeugt zwei oder nur ein Niederblatt mit Seitenknospen und ihr terminaler Teil wendet sich wieder nach oben, um in einen neuen oberirdischen Stengel auszulaufen. Wenn wir somit von der wahren Natur des Ruscus-Phyllocladiums noch keine Kenntnis hätten, so müßten wir sie an diesem unverzweigten, eine direkte Fortsetzung der Keimachse bildenden Stengel von *Ruscus hypoglossum* kennen lernen.

So leicht es bei genügend eingehender Untersuchung wird, den Wert des unverzweigten *Ruscus*-Stengels morphologisch festzustellen, so kann es doch vorkommen, daß aus irgendwelchen Gründen (wenn z. B. das Fußstück fehlt) die morphologische Untersuchung vereitelt wird. In diesem Falle hat man sich an die anatomische Struktur zu halten. Vorgenommene anatomische Untersuchung ergab, daß ein Zentralzylinder, der im stark

verflachten Teile sich in mehrere Zentralzylinderchen und einzelne Gefäßbündel spaltet, aber an der Spitze, sowie im stielförmigen Teil ganz zusammenschließt, ebensowohl vorhanden ist wie in jedem andern Phyllocladium von *Ruscus*. Vergleichsweise sei bemerkt, daß im Stiele des grundständigen Laubblattes von *Polygonatum* niemals ein Zentralzylinder vorhanden ist (was ja ganz gesetzmäßig ist), sondern die Gefäßbündel verlaufen einzeln, in einem Halbkreis angeordnet (der Gestalt des Blattstieles entsprechend), treten überhaupt schon aus der Ursprungsstelle des Blattes einzeln in den Stiel ein, und ein Stereomring fehlt ganz; das Mestom der Gefäßbündel wird von Stereomschienen begleitet, das Leptom ist immer nach außen, das Hadrom nach innen gerichtet. Um mich über die Gültigkeit der erwähnten anatomischen Gesetzmäßigkeit weiter zu belehren, untersuchte ich noch *Aspidistra elatior*, deren grundständiges Laubblatt durch einen außerordentlich starken, stengelähnlichen, fast walzenrunden, aber doch rinnigen Stiel ausgezeichnet ist. Nahe zur Ursprungsstelle desselben zeigt sich auffallenderweise ein Stereomring, der bei flüchtiger Beobachtung geeignet wäre, in dem Blattstiel ein Caulomorgan erblicken zu lassen. Jedoch ist er an einer Seite, der Blattstielrinne entsprechend, unterbrochen, wo auch Gefäßbündel fehlen. Somit kann von einem Zentralzylinder auch hier nicht die Rede sein; das Überhandnehmen des Stereoms zeigt noch durchaus keinen Zentralzylinder an, sowie auch das Fehlen eines Stereomringes noch lange nicht gegen das Vorhandensein eines solchen spricht; aus physiologischen Gründen darf es uns übrigens gar nicht überraschen, wenn im Blattstiel der genannten Pflanze das stark ausgebildete Stereom Neigung zu einem Ringe zusammenzuschließen zeigt.

Es mag noch erwähnt werden, daß sowohl nach den Untersuchungen E. Scholzs (Entwicklungsg. und Anatomie von Asparagus officinalis L. im 50. Jahresb. d. k. k. Staats-Realschule VII. B. Wien, 1901, S. 4), als auch nach meinen wiederholten Beobachtungen an *Asparagus officinalis* ebensowenig irgendwelche Laubblätter gebildet werden, wie an *Ruscus*. Die Samen dieser Pflanze sind leicht zum Keimen zu bringen (was für *Ruscus* nicht gesagt werden kann) und es gelang mir auch, Pflänzchen in etioliertem Zustand zu ziehen; auch in diesem Falle wurden bloß Niederblätter entwickelt.

4. Endlich möge auf einige übereinstimmende Tatsachen hingewiesen werden, die in bezug auf die Phylogenie der Asparageen und namentlich des Auftretens des Phyllocladiums an Stelle von Laubblättern bei denselben etwas Licht zu werfen geeignet sind. Auf die Frage »warum« und »wodurch« dies geschehen ist, kann ohne weiteres allerdings keine Antwort aufgebracht werden. Aber einen Sinn kann man dieser Erscheinung doch beilegen, wenn man nur folgendes berücksichtigt.

Als jene andern Liliaceen, von denen die Asparageen abstammen könnten, sind zunächst die übrigen Asparagoideen ins Auge zu fassen. Die

Asparagoideen bilden für sich eine gut umschriebene Unterfamilie innerhalb der *Liliaceae*. Sie wurden von Engler eingeteilt in *Asparageae*, *Polygonateae*, *Convallarieae* und *Parideae*. Aus verschiedenen Gründen halte ich die phylogenetische Reihenfolge: 1. *Convallarieae*, 2. *Parideae*, 3. *Polygonateae*, 4. *Asparageae* für sehr wahrscheinlich. Die *Parideae* werden (s. Natürl. Pflanzenfam. II.) den übrigen wegen der heterochlamydeischen Blütenhülle entgegengestellt, was im System beizubehalten ist; aber phylogenetisch wird sich die genannte Reihe als wahrscheinlicher erweisen, was in einer andern Arbeit näher begründet werden soll. Für diese Reihenfolge, die durch die *Convallarieae* eingeleitet, durch die *Asparageae* abgeschlossen wird, läßt sich nun folgendes konstatieren:

1. findet ein allmählicher Fortschritt von mesophiler zu xerophiler Anpassung statt;
2. ist eine allmähliche Erstarkung und Vermehrung von rudimentären Seitenknospen und im allgemeinen eine fortschreitende Ausbildung des Sproßsystems wahrzunehmen;
3. findet ein Vorschreiten von monopodialer zu sympodialer Verzweigung und damit Hand in Hand ein allmähliches Zurücktreten der als primär zu betrachtenden grundständigen Laubblätter, schließlich ein Verschwinden derselben bei Eintritt der sympodialen Verzweigung statt.

Mit alledem steht in vollkommenem Einklang, daß das Phyllocladium der Asparageen gegenüber dem Laubblatt der übrigen Asparagoideen ein typisch xerophiles Organ ist, daß bei den Asparageen fast ein jedes Blattgebilde — am oberirdischen vegetativen Sproß durchaus alle — Seitenknospen tragen, von denen die rudimentären zu Phyllocladien werden, und daß bei denselben die Grundachse von allem Anfang an eine sympodiale Verzweigung eingeht.

Zur Begründung dieser Sätze sei folgendes erwähnt:

Daß unter den Asparagoideen die *Convallarieae* und *Parideae* im allgemeinen echte Mesophyten sind, unter den *Polygonateae* schon so manche zu xerophiler Eigenart hinneigen und die Asparageen zum größten Teil verhältnismäßig ausgezeichnete Xerophyten sind, geht schon aus ihrer geographischen Verbreitung und ihren Standortsansprüchen hervor und ist auch physiologisch-anatomisch gut zu erkennen.

Was die geographische Verbreitung und Standortsansprüche anbelangt, so beschränken sich die *Convallarieae* auf das Verbreitungszentrum der *Asparagoideae*, nämlich auf das außertropische Ostasien mit Einschluß des Himalaya; bloß eine Art (*Convallaria majalis*) dringt auch westlich weit vor. Die *Parideae* haben schon eine größere Verbreitung, sie sind aber auch nur auf extratropische Gebiete der nördlichen Erdhälfte beschränkt und dabei auf echte Mesophytenformationen, hauptsächlich auf schattige Wälder angewiesen (z. B. *Paris quadrifolia* in Buchenwäldern; auch die

in Europa gezüchteten *Trillium*-Arten Nordamerikas verlangen feuchten, schattigen Standort). Unter den *Polygonateae* gibt es Gattungen, die von der nördlichen gemäßigten Zone aus sehr tief nach Süden vordringen und, wenigstens im Monsungebiet selbst den Äquator überschreiten (*Disporum*). *Smilacina* dringt in Amerika weit nach Süden vor, jedoch ohne den Äquator zu erreichen. Doch sind die *Polygonateae* im allgemeinen noch lange keine typischen Xerophyten, die meisten sind vielmehr ausgesprochene Mesophyten. Im allgemeinen halten sie sich auch an den Wald. Dagegen sind die Asparageen im allgemeinen gute, viele von ihnen sogar scharf ausgeprägte Xerophyten. Sie sind hauptsächlich in subtropischen Gegenden der alten Welt zu Hause und haben ihre reichlichsten Vertreter in dem im weitesten Sinne des Wortes genommenen Mediterrangebiet, am Kap und in Steppen Afrikas. Sie sind vielmehr an xerophile als an mesophile Formationen gebunden (*Macchia* im Mediterrangebiet). Gegen Norden schreiten nur sehr wenige Arten vor. Unter ihnen ist *Asparagus officinalis*, die in Europa am nördlichsten gelangende Art, nie im Waldesdunkel, sondern bloß am Waldesrand und in sonnigen trocknen Grasfluren zu finden. Beiläufig bemerkt, soll hier mit der mehr oder weniger xerophilen Eigenart der betreffenden Pflanzengruppe nicht ihre geographische Verbreitung erklärt werden, denn dazu müßten auch noch andre Faktoren (z. B. Entwicklungsgeschichte) mit in Rechnung gezogen werden. Was den physiologisch-anatomischen Unterschied anbelangt, so mag nur kurz bemerkt werden, daß die starke Epidermis, das dichte Chlorenchym, das reichliche Stereom und vor allem die äußerst dickwändigen Tracheiden (bei *Ruscus*) und außerordentlich großlumigen und dickwandigen Holzgefäße (bei *Asparagus*) sofort einen xerophilen Bau verraten, wogegen die *Convallarieae*, *Parideae* und zum größten Teil auch die *Polygonateae* dünne Epidermis, lichtes Chlorenchym, schwaches oder geradezu fehlendes Stereom und dünnwandige Hadromelemente aufweisen. Diese nur kurz angedeuteten anatomischen Merkmale beziehen sich auf die ganze Pflanze. Der Unterschied im anatomischen Bau eines Phyllocladiums (besonders von Arten wie *Ruscus aculeatus*, *Asparagus acutifolius* usw.) und eines Laubblattes ist ein entsprechend großer.

Wenn mit dem Hinweis darauf, daß die Asparageen im allgemeinen viel mehr xerophil sind und damit in Korrelation als Assimilationsorgane xerophil gebaute Phyllocladien statt mesophil gebauter Laubblätter erhalten haben, auch noch keine vollgültige Erklärung dafür gegeben ist, warum und wodurch bei ihnen die Laubblätter verkümmerten und Phyllocladien an ihre Stelle traten, so ist damit doch etwas zum Verständnis dieser Erscheinung beigetragen. Phyllocladien sind uns eben etwas Ungewöhnliches, deswegen suchen wir für sie eine besondere Erklärung, wogegen wir gewohnte Organe auch ohne weiteres als eine natürliche Erscheinung hinnehmen. Man könnte gerade so gut auch fragen, warum und wodurch die stengelständigen Laubblätter der *Parideae* und *Polygonateae* zu stande

gekommen sind, wo solche den Convallarieen völlig abgehen. Man kann dafür eine »Erklärung« vorbringen, indem man darauf hinweist, daß eine Pflanze mit oberirdischem, hohem, belaubtem Stengel in gewissen Formationen (Wald und Wiese) ökologisch vorteilhafter ausgestattet ist als eine Pflanze mit bloß grundständigen Blättern; deswegen können die *Parideae* und *Polygonateae* in mesophilen Wäldern besser ihren Platz behaupten und sich schneller vermehren. Dementsprechend kann man sagen, daß das Phyllocladium in Xerophytenformationen vorteilhafter für die Pflanze ist als ein Laubblatt.

Daß in obiger phylogenetischer Reihe die Pflanze in ihrem morphologischen Aufbau, im Sproßsystem, fortschreitend immer komplizierter wird, ist leicht zu erkennen. Die *Convallarieae* entbehren ganz eines oberirdischen veg. Stengels. Die *Parideae* haben einen unverzweigten geraden Stengel, sind aber mit recht wenig Laubblätter versehen. Unter den *Polygonateae* finden wir — die Gattungen in der Reihenfolge betrachtet, wie sie bei Engler (Natürl. Pflanzenfamilien) angegeben sind — zuerst noch Gattungen ohne oberirdischen veg. Stengel, dann solche mit einem Stengel aber wenig Blätter daran, ferner kommen einige mit einfachem Stengel, aber reichlicher Belaubung und endlich solche mit verzweigtem Stengel. Am allerweitesten bringen es aber in der oberirdischen — und auch unterirdischen — Sproßbildung die *Asparageae*, wofür man sich als Beispiel bloß den hocherhobenen, reichverzweigten Stengel der bekannten *Asparagus*-Arten vor Augen halten möge.

Betreffs der erwähnten rudimentären Seitenknospen sei folgendes bemerkt. Im allgemeinen gilt der Satz, daß der monocotyle Sproß aus den nacheinander folgenden Stengelgliedern — Internodien — mit je einem dazu gehörigen Blatt und in dessen Achsel je einer Seitenknospe besteht. Die Seitenknospen werden nicht immer angelegt, oder richtiger sie sind nicht immer zu eruieren, namentlich an ausgewachsenen Organen nicht. Verfolgt man aber die Entwicklung eines Stengels, so findet man in der Jugendzeit desselben eine Menge Seitenknospen, die oft rudimentär bleiben und im spätern Alter ganz verschwinden, weil sie keine Rolle im Aufbau der Pflanze spielen (siehe auf Asparagoideen bezügliche zahlreiche Angaben bei Irmisch [l. c.]). Am fertilen Rhizom von *Paris quadrifolia* z. B. hat jedes Niederblatt seine gut erkennbare Knospe, von denen bloß eine, die jüngste zur Entwicklung gelangt, wogegen die anderen frühzeitig abfallen. Dieselben haben übrigens Anlaß dazu gegeben, in *Paris* eine Pflanze zu erblicken, deren Blüten schon 2—3 Jahre vorher angelegt werden, was aber auf unrichtiger Deutung der abfälligen Knospen beruht (näheres bei Schumann l. c.). Im allgemeinen finden sich bei den Asparagoideen viele Seitenknospen, die nie zur Ausbildung gelangen. Bei den Asparageen dagegen wird im Verhältnis zu den übrigen Asparagoideen eine sehr große Anzahl rudimentärer Seitenknospen angelegt, die zum allergrößten Teil auch zur Entwicklung

gelangen. Speziell am oberirdischen veg. Stengel gibt es kein Blatt ohne Seitenknospe, und keine derselben geht verloren, indem die verhältnismäßig rudimentären zu Phyllocladien werden. An den unterirdischen Sproßteilen ist die Zahl der Seitenknospen auch eine große. Am jüngeren Rhizom von *Ruscus* werden durchschnittlich zwei Niederblätter erzeugt, die alle beide Seitenknospen tragen. Am Rhizomsproß der fertilen Pflanze sind meist fünf Niederblätter vorhanden, von denen in der Regel drei stark ausgebildete Seitenknospen tragen. Bei *Asparagus* wird die Zahl der Niederblätter an den unterirdischen Sproßteilen eine erheblich größere; ihnen gegenüber wird die Anzahl der Seitenknospen allerdings geringer, aber absolut genommen kommen hier die meisten Seitenknospen zum Vorschein. Es ist somit das Prinzip, daß in obiger phylogenetischer Reihe immer mehr Seitenknospen zum Aufbau des Pflanzenkörpers mit herangezogen werden, nicht zu verkennen. Damit ist wieder auf eine korrelative Erscheinung hingewiesen, die uns das Auftreten von Phyllocladien bei den Asparageen begreiflich macht.

Was den Verlust der grundständigen Laubblätter anbelangt, so möchte ich darauf hinweisen, daß grundständige Laubblätter — wenigstens bei den Asparagoideen — im allgemeinen nur bei monopodialer Verzweigung der Grundachse vorhanden sind, sobald aber letztere sympodial wird, die grundständigen Laubblätter meistens verschwinden. *Paris* und *Polygonatum* sind in den ersten Jahren ihrer Entwicklung monopodial und besitzen bloß grundständige Laubblätter; später werden sie sympodial und damit verlieren sie ihre grundständigen Laubblätter. Bei *Majanthemum* trifft dies auch zu, doch kommen hier und da Exemplare mit sympodialer Verzweigung, einem beblätterten oberirdischen Stengel und noch mit einem grundständigen Laubblatt begabt vor. Dagegen bleiben sämtliche *Convallarieae* monopodial und besitzen auch nur lauter grundständige Laubblätter, wenn auch laubblattartige Umgestaltung der Brakteen nichts seltenes ist. *Clintonia* geht, als eine der untersten Stufe der *Polygonateae* angehörende Gattung, auch eine sympodiale Verzweigung ein, aber dabei entwickeln sich noch scheinbar grundständige Laubblätter. Eine nähere Untersuchung von *Clintonia* in dieser Richtung wäre erwünscht.

Die Asparageen entwickeln sich nun von allem Anfang an sympodial, was ich an *Ruscus* und an *Asparagus officinalis* wiederholt beobachten konnte (siehe auch Scholz l. c.). Dieselbe primäre, aus der Keimachse direkt hervorgegangene Grundachse, die bei den *Convallarieae, Parideae* und *Polygonateae* unter der Erde verbleibt und bloß ein (bei den mitteleuropäischen Arten) oder mehrere Blätter (bei *Rhodea japonica* und *Smilacina stellata* nach eigenen Beobachtungen) über die Erde sendet zum Zweck der assimilatorischen Tätigkeit, tritt bei den Asparageen mit ihrer Spitze selbst über die Erde und ergrünt hier, wobei eine Seitenknospe das Geschäft der unterirdischen vegetativen Sproßvermehrung übernimmt. Wenn

wir nun vor Augen halten, daß der primären Grundachse offenbar die Fähigkeit abgeht, stengelständige Laubblätter zu entwickeln, und daß die Asparageen von allem Anfang an eine sympodiale Verzweigung eingehen, so kommen wir bald auf den Gedanken, daß die Asparageen sozusagen gezwungen sind, das Geschäft der assimilatorischen Tätigkeit Caulomorganen zu überlassen, wozu sich die zahlreichen Seitenknospen vorzüglich eignen.

Alles in allem zusammengenommen ist es also allerdings unmöglich, eine befriedigende Antwort auf die aufgeworfene phylogenetische Frage zu geben. Eine Menge von übereinstimmenden Tatsachen weist aber auf eine Abstammung der Asparageen von den übrigen Asparagoideen hin. Und zwar führen von den Convallarieen ausgehend hauptsächlich die Polygonateen zu den Asparageen über. Und damit steht in Korrelation das Auftreten von Phyllocladien an Stelle von Laubblättern.

Budapest, 28. Oktober 1903.